中国生态农业学报 2016 年 9 月 第 24 卷 第 9 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Sep. 2016, 24(9): 1177−1184

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.160207

遮阴和施氮对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响*

张元帅 冯 伟** 张海艳 齐双丽 衡亚蓉
郭彬彬 李 晓 王永华 郭天财

(河南农业大学国家小麦工程技术研究中心 郑州 450002)

摘 要 为了探明弱光条件下小麦光合速率降低的原因, 为黄淮海麦区小麦生产中合理施氮和高产高效栽培提供理论依据, 通过田间试验研究了拔节期至成熟期弱光胁迫(透光率为 50%的黑色遮阳网遮阴)和氮素水平[N0, 0 kg(N)·hm^{-2}; N1, 120 kg(N)·hm^{-2}; N2, 240 kg(N)·hm^{-2}]对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响。结果表明: 冬小麦拔节期至成熟期长期遮阴, 导致旗叶叶绿素含量、PS II 荧光光化学猝灭系数(qP)和实际光化学量子产量(Φ_{PSII})在 3 个施氮水平下均显著增加, 其中以 N2 施氮水平下增幅最大, 同时显著降低了叶绿素 a/b 和荧光非光化学猝灭系数(qN), 进而提高了旗叶光化学效率, 降低了热能耗散, 提高光能利用率。在开花期至灌浆中期, 由于光能不足造成小麦旗叶净光合速率 P_n 降低, 而在灌浆后期, 遮阴处理较正常光照能维持较高的叶绿素含量和光能转化效率, 从而 P_n 高于正常光照。在相同光照条件下, 随施氮量增加, 小麦旗叶净光合速率 P_n、叶绿素含量、PS II 荧光光化学猝灭系数(qP)和实际光化学量子产量($\Phi_{PS\,II}$)显著提高, 这有利于植株充分利用光能, 增强光合作用。弱光导致穗数、穗粒数及千粒重显著降低(P<0.05), 穗粒数降低幅度最大(13%~46.8%), 千粒重降低幅度最小(3.4%~8.5%), 穗数的降低幅度为 8.6%~22.5%, 严重影响氮肥的增产效应。遮阴和施氮水平间交互显著影响了叶绿素含量、穗粒数和产量, 但对其他指标影响并不显著。综合而言, 增施氮肥缓解了弱光胁迫对光合作用的不利影响, 遮阴条件下施氮处理(N1、N2)净光合速率 P_n 较对照(N0)增幅为 11.5%~27.4%, 其中以 N2[240 kg(N)·hm^{-2}]水平增幅最大。在不同施氮水平下, 遮阴处理均提高了光能转化效率, 但遮阴显著降低了植株光合速率及产量构成因素, 导致产量显著降低(P<0.05)。

关键词 冬小麦 遮阴 施氮水平 光合速率 叶绿素荧光 产量
中图分类号: S512.1+1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2016)09-1177-08

Effects of shading and nitrogen rate on photosynthetic characteristics of flag leaves and yield of winter wheat*

ZHANG Yuanshuai, FENG Wei**, ZHANG Haiyan, QI Shuangli, HENG Yarong, GUO Binbin, LI Xiao, WANG Yonghua, GUO Tiancai

(National Engineering Research Centre for Wheat, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract During the later stage of wheat development, low-light stress caused by cloudy and rainy weather conditions severely influences wheat yield in some wheat (*Triticum aestivum* L.) production areas in North China. In crop production, in order to get high yield, too much nitrogen fertilizer application has resulted in waste of resources and pollution of the environment. Several studies on the effects of shading or nitrogen application rate on wheat growth have been reported, but

* 农业部公益性行业科研专项(201203096)、现代农业(小麦)产业技术体系(MATS)、河南省高等学校重点科研项目(15A210031)和国家科技支撑计划项目(2015BAD26B00)资助
** 通讯作者: 冯伟, 主要研究方向为小麦高产栽培与遥感应用。E-mail: fengwei78@126.com
张元帅, 研究方向为小麦栽培生理与技术。E-mail: yuanshuaizhang@outlook.com
收稿日期: 2016−03−02 接受日期: 2016−04−07

* The study supported by the Special Fund for Agro-scientific Research in the Public Interest (201203096), the Modern Agricultural (Wheat) Industry Technology System (MATS), the Key Scientific Research Projects of Henan Province (15A210031) and the National Key Technology R&D Program of China (2015BAD26B00).
** Corresponding author, E-mail: fengwei78@126.com
Received Mar. 2, 2016; accepted Apr. 7, 2016

little studies have been on the interactive influence of shading and nitrogen rate on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of wheat. Thus, a field experiment was conducted to determine the effects of shading and nitrogen application rate on photosynthetic characteristics of flag leaves and yield of winter wheat during jointing and maturity stages. Wheat plants were planted under diffident treatments including two light levels [S0 (no shading) and S1 (50% full radiation from jointing to mature stages, produced by black sun-shade net of 50% light transmittance)] and three N fertilizer rates [N0 (0 kg·hm^{-2}), N1 (120 kg·hm^{-2}) and N2 (240 kg·hm^{-2})]. The chlorophyll content, net photosynthetic rate (P_n) and chlorophyll fluorescence parameters of wheat at flower stage (April 23), middle (May 11) and later (May 20) grain-filling stages were investigated, and yield and its components were determined. The results indicated that shading significantly increased chlorophyll content, PSII fluorescence photochemical quenching coefficient (qP) and actual photochemical quantum yield (Φ_{PSII}) of flag leaves of wheat. It, however, significantly decreased chlorophyll a/b ratio and fluorescence of non-photochemical quenching coefficient (qN). Thus shading treatment increased photochemical efficiency and reduced heat dissipation of flag leaves, which was helpful for better utilization of light energy. Due to energy shortage, P_n under S1 was lower than that under S0 at the period from flowering stage to mid-grain-filling stage. Because of higher chlorophyll content and efficiency of light energy conversion in S1, P_n was higher than that under S0 at late-grain filling stage. With increase in N application rate, P_n, chlorophyll content, qP and Φ_{PSII} increased significantly, which enhanced the full use of light energy and improved photosynthetic rate. Shading significantly decreased spike number, kernel number per spike and 1000-grain weight, which severely negated the increase in production due to nitrogen fertilizer application. The comprehensive effect of shading and nitrogen significantly influenced chlorophyll content, kernel number per spike and grain yield, but had no significant effect on other indicators. In conclusion, more nitrogen application alleviated the adverse effects of weak light stress on photosynthesis. Compared with the control (N0), P_n for nitrogen treatments (N1 and N2) increased by 11.5%–27.4%, especially, N2 (240 kg·hm^{-2}) treatment having the best effect among all treatments. At diffident nitrogen levels, although shading treatment improved light energy utilization of wheat, it significantly reduced plant photosynthesis and yield components, and finally led to significant reduction of yield.

Keywords Winter wheat; Shading; Nitrogen application rate; Photosynthetic rate; Chlorophyll fluorescence; Yield

小麦(*Triticum aestivum* L.)是我国最重要的粮食作物之一，其产量高低受品种及外部环境制约。随优良品种选育和生产条件改善，气候生态因素尤其是光照条件越来越成为小麦产量提高的限制因素[1]。在我国黄淮海麦区，小麦生育后期常遭遇阴雨寡照等不良气候条件所引起的弱光胁迫[2]，尤其城市化进程导致的大气浑浊、大气气溶胶以及雾霾日数增多[3]，频繁发生的阴雨寡照对农业生产和粮食产量造成了严重影响[4]。据统计，近 50 年黄河中下游地区太阳总辐射量和日照时数呈下降趋势，且其下降趋势仍在继续[5–6]。许多研究表明，弱光可显著降低作物光合作用，从而导致产量下降[7–8]。牟会荣等[9]认为，遮光降低了小麦灌浆中前期旗叶叶绿素含量，从而导致旗叶净光合速率(P_n)在弱光下显著降低。郭翠花等[10]研究发现，小麦花后遮阴会导致旗叶净光合速率及相关生理过程紊乱，光合产物积累明显降低，开花后遮阴越早，对产量影响越大，小穗不育性增加，穗粒重减少。在小麦生产实践中，为追求高产，普遍存在施氮量偏高，群体过大，小麦生育后期群体内光照不足等问题[2]。在一定施氮范围内(0~180 kg·hm^{-2})，小麦叶片光合色素含量和光合速率随施氮量增加而提高[11]。李廷亮等[12]研究发现，0~180 kg·hm^{-2} 的施氮量可以显著改善冬小麦的光合特性，提高产量，但继续过量施氮，只促进茎叶生长，对籽粒产量无显著贡献。目前，关于遮阴或施氮水平单一因子对小麦生长发育的影响已有诸多报道，但对遮阴和施氮复合因子对小麦光合特性及叶绿素荧光参数的影响研究较少。本试验设置 3 个施氮水平，并于拔节期至灌浆期进行长期遮阴，研究大田条件下遮阴和施氮水平对小麦旗叶光合特性及产量的影响，探讨弱光条件下小麦光合速率降低的原因，旨在为黄淮海麦区小麦生产中合理施氮和高产高效栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2014—2015 年在河南农业大学科教示范园区进行。试验地土壤为中壤土，前茬田菁(*Sesbania cannabina* Pers.)掩青作基肥，土壤有机质含量 17.8 g·kg^{-1}，全氮 0.99 g·kg^{-1}，碱解氮 57.9 mg·kg^{-1}，速效磷 67.5 mg·kg^{-1}，速效钾 204.8 mg·kg^{-1}。

供试品种为‘豫麦 49-198’，10 月 12 日播种，基本苗 150 万株·hm^{-2}。试验采用二因素随机区组设计，重复 3 次，小区面积为 21.3 m^2。设置不遮阴(S0)和遮阴(S1)两个处理，遮阴时间为拔节期至成熟期，采用透光率为 50%的黑色遮阳网。遮阳网距离地面

1.6 m 以上, 以保证冠层通风条件良好及便于田间观测和取样。氮肥(尿素)处理设置纯氮 0 kg·hm^{-2} (N0)、120 kg·hm^{-2} (N1)和 240 kg·hm^{-2} (N2) 3 个水平, 总施氮量的 50%作基肥, 剩余 50%于拔节期结合灌水追施。同时, 各小区基施纯磷(过磷酸钙)120 kg·hm^{-2}和纯钾(氯化钾)90 kg·hm^{-2}。全生育期灌水 2 次(拔节水和孕穗水), 其他栽培管理措施同一般高产麦田。

1.2　测定项目与方法

1.2.1　旗叶叶绿素(Chl)含量

于花后 5 d(4 月 23 日, 开花期)、23 d(5 月 11 日, 灌浆中期)和 32 d(5 月 20 日, 灌浆后期), 每次每小区选取生长一致且有代表性的 10 个单茎旗叶, 用冰袋带回实验室, 选取中间部分剪碎, 称取 0.2 g 浸泡到盛有乙醇(95%, *v*/*v*)的棕色容量瓶中, 并定容至 50 mL, 避光放置 24 h, 之后分别测定 665 nm、649 nm 和 470 nm 下的吸光度, 根据赵世杰等[13]的方法计算出叶绿素含量。

1.2.2　旗叶净光合速率(P_n)

旗叶光合作用用 Li-6400 便携式光合仪(LI-COR Inc, 美国)测定系统测定。于花后 5 d(4 月 23 日, 开花期)、23 d(5 月 11 日, 灌浆中期)和 32 d(5 月 20 日, 灌浆后期), 选择晴朗的天气于 9:30—11:30 测定旗叶净光合速率(P_n)。每处理每重复取 3 片生长一致且受光方向相近的旗叶测定。

1.2.3　旗叶叶绿素荧光动力学参数

叶绿素荧光用叶绿素荧光仪(MINI-PAM-Ⅱ, WALZ, 德国)测定, 与光合作用测定同步进行, 测定前充分暗适应 20 min。测定并计算的叶绿素荧光动力学参数主要有初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、光系统Ⅱ(PSⅡ)实际光化学量子产量(Φ_{PSII})、最大光化学量子产量(F_v/F_m)、荧光光化学猝灭系数(qP)和荧光非光化学猝灭系数(qN)。

1.2.4　产量及其构成因素

成熟期分别在每个小区未取样处选择 1 m 双行调查穗数, 并取 20 个单茎室内考种。每小区收获 2 m^{2}小麦, 脱粒测产。

1.3　数据处理

采用 Microsoft Office Excel 2010 软件进行数据处理和绘图, 采用 SPSS 统计分析软件进行方差分析。

2　结果与分析

2.1　遮阴和施氮水平对冬小麦旗叶叶绿素含量的影响

由表 1 可知, 遮阴对叶绿素含量的影响达到显著水平(P<0.05)。正常光照条件(S0)叶绿素含量随灌浆进程逐渐降低, 而遮阴(S1)处理则呈现先升后降的趋势。在相同施氮水平下, 遮阴处理的叶绿素含量[Chl(a+b)]显著高于(11.3%~337.4%)正常光照处理, 这表明遮阴提高了叶绿素含量。氮肥对叶绿素含量的影响显著, 在相同光照条件下, 叶绿素含量均随施氮量增加而显著增加(P<0.05)。遮阴和施氮水平对叶绿素含量的影响存在显著交互效应(P<0.05), 遮阴条件下施氮处理(N1、N2)较对照(N0)增幅(2.6%~87.7%), 低于正常光照处理(4.5%~178.8%), 表明遮阴条件下增施氮肥对叶绿素合成的促进作用低于正常光照处理。

表 1　遮阴和施氮水平对灌浆期小麦旗叶叶绿素含量的影响

Table 1　Effects of shading and nitrogen rate on chlorophyll contents of wheat flag leaves during filling stage

处理 Treatment		Chl(a+b) (mg·g^{-1})			Chla/Chlb		
		测定日期(月-日) Measuring date (month-day)			测定日期(月-日) Measuring date (month-day)		
遮阴 Shading (S)	施氮水平 Nitrogen rate (N)	04-23	05-11	05-20	04-23	05-11	05-20
S0	N0	2.29±0.01c	1.20±0.16b	0.38±0.01c	3.04±0.04a	2.77±0.06a	2.45±0.03a
	N1	2.70±0.12b	1.26±0.02b	0.85±0.05b	2.96±0.07a	2.66±0.02ab	2.40±0.02a
	N2	3.81±0.05a	3.23±0.11a	2.37±0.02a	2.90±0.05a	2.55±0.03b	2.16±0.01a
S1	N0	2.55±0.04b	3.39±0.05a	1.66±0.12c	2.84±0.03a	2.58±0.02a	2.57±0.06a
	N1	3.53±0.06a	3.79±0.04a	3.12±0.08b	2.73±0.01a	2.54±0.02a	2.45±0.03a
	N2	3.63±0.03a	4.00±0.07a	3.67±0.02a	2.68±0.01a	2.50±0.02a	2.37±0.01a
P 值 *P* value	S	0.008	<0.001	<0.001	0.012	0.041	0.118
	N	<0.001	<0.001	<0.001	0.277	0.345	0.118
	S × N	0.003	0.003	<0.001	0.976	0.774	0.787

S0 和 S1 表示光照强度分别为正常光照和遮光 50%处理, N0、N1 和 N2 表示施纯氮量分别为 0 kg·hm^{-2}、120 kg·hm^{-2}和 240 kg·hm^{-2}处理。4 月 23 日为花后 5 d(开花期), 5 月 11 日为花后 23 d(灌浆中期), 5 月 20 日为花后 32 d(灌浆后期)。表中数值为平均数±标准差。同列不同小写字母表示同一遮阴水平下不同施氮量差异显著(P<0.05)。下同。S0 and S1 show illumination intensity of full radiation and 50% of full radiation, respectively. N0, N1 and N2 show nitrogen fertilization rates of 0 kg·hm^{-2}, 120 kg·hm^{-2} and 240 kg·hm^{-2}, respectively. April 23 is 5 days after flowering at flowering stage, May 11 is 23 days after flowering at middle filling stage, May 20 is 32 days after flowering at later filling stage. Data in the table are shown as mean ± standard deviation. Different lowercases in a column indicate significant differences at 0.05 level among different N application rates of a shading treatment. The same below.

两种光照条件的 Chla/Chlb 值均随灌浆进程逐渐降低。在相同施氮水平下，正常光照处理的 Chla/Chlb 值在开花期至灌浆中期(4 月 23 日—5 月 11 日)显著高于遮阴处理，而在灌浆后期则相反，但差异不显著(P>0.05)。随施氮量增加，相同光照条件下的 Chla/Chlb 值均呈逐渐降低趋势(1.5%~12%)，尤其在灌浆后期更加明显。遮阴和施氮水平交互对 Chla/Chlb 值的影响未达到显著水平(P>0.05)。

2.2 遮阴和施氮水平对冬小麦旗叶叶绿素荧光参数的影响

F_v/F_m 反映了经充分暗适应的小麦叶片 PSⅡ的最大光化学效应。从表 2 可知，除施氮水平对开花期 F_v/F_m 影响显著外(P<0.05)，遮阴、施氮水平及两者交互对 F_v/F_m 影响均不显著(P>0.05)。两种光照处理 F_v/F_m 均随灌浆进程逐渐降低。随施氮水平提高，相同光照条件下的 F_v/F_m 均呈逐渐增加趋势，但遮阴处理增幅(0.2%~1.6%)低于正常光照处理(0.2%~2.5%)，表明遮阴条件下增施氮肥对 PSⅡ光化学效率的促进作用低于正常光照处理。Φ_{PSII}为 PSⅡ实际光化学量子产量，两种光照处理 Φ_{PSII}均随叶片衰老呈逐渐降低趋势。遮阴和施氮水平交互对 Φ_{PSII}的影响未达到显著水平(P>0.05)，但在相同施氮条件下，遮阴处理的 Φ_{PSII}在灌浆中期和后期(5 月 11 日和 5 月 20 日)显著高于正常光照(1.6%~167.2%)，且随叶片衰老这种趋势更加明显。施氮水平对 Φ_{PSII}有显著的调控效应(P<0.05)，增施氮肥有利于 Φ_{PSII}提高(N2>N1>N0)，但遮阴条件下增施氮肥对 Φ_{PSII}的促进作用(0.2%~32.4%)低于正常光照处理(1.6%~ 86.7%)。

表 2 遮阴和施氮水平对灌浆期小麦旗叶 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 的影响

Table 2 Effects of shading and nitrogen rate on F_v/F_m and Φ_{PSII} of wheat flag leaves during filling stage

处理 Treatment		F_v/F_m			Φ_{PSII}		
		测定日期(月-日) Measuring date (month-day)			测定日期(月-日) Measuring date (month-day)		
遮阴 Shading (S)	施氮水平 Nitrogen rate (N)	04-23	05-11	05-20	04-23	05-11	05-20
S0	N0	0.810±0.087b	0.795±0.195a	0.776±0.072a	0.453±0.026a	0.302±0.055a	0.139±0.018b
	N1	0.822±0.029ab	0.808±0.321a	0.787±0.118a	0.471±0.071a	0.396±0.051a	0.151±0.027b
	N2	0.823±0.564a	0.811±0.712a	0.807±0.295a	0.508±0.020a	0.402±0.045a	0.282±0.032a
S1	N0	0.809±0.004c	0.799±0.003a	0.785±0.030a	0.440±0.049a	0.416±0.012b	0.304±0.069b
	N1	0.817±0.001b	0.806±0.011a	0.793±0.008a	0.479±0.015a	0.417±0.011b	0.403±0.060ab
	N2	0.831±0.002a	0.808±0.020a	0.800±0.013a	0.499±0.018a	0.467±0.032a	0.464±0.055a
P 值 P value	S	0.768	0.987	0.779	0.794	0.003	<0.001
	N	<0.001	0.401	0.174	0.077	0.017	<0.001
	S × N	0.142	0.919	0.758	0.888	0.153	0.285

由表 3 可知，两种光照条件下 qP 随灌浆进程逐渐降低，这与衰老叶片的生理机能衰退有关。施氮水平对 qP 有显著调控效应(P<0.05)，增施氮肥有利于 qP 提高(N2>N1>N0)；遮阴条件下增施氮肥 qP 提高幅度(3.0%~46.5%)高于正常光照处理(0.2%~ 28.1%)。在相同施氮水平下，除 4 月 23 日 S1N1 外，遮阴处理 qP 均显著高于正常光照(P<0.05)，且在灌浆后期这种优势更加明显，增幅为 6.9%~45.2%。但遮阴和施氮水平交互对 qP 影响不显著(P>0.05)。施氮水平对 qN 也有显著调控效应(P<0.05)，增施氮肥有利于 qN 降低(N0>N1>N2)，遮阴条件下增施氮肥 qN 降低幅度(7.4%~15.8%)高于正常光照处理(1.4%~14.0%)。在相同施氮水平下，遮阴处理 qN 均显著低于正常光照处理(P<0.05)，且在灌浆后期这种差距最大，降幅为(13.8%~22.7%)。但遮阴和施氮水平交互对 qN 影响不显著(P>0.05)。两种光照处理 qN 均随生育时期推进而不断升高。

2.3 遮阴和施氮水平对冬小麦旗叶净光合速率 P_n 的影响

从表 4 可知，在相同施氮水平下，两种光照处理旗叶净光合速率 P_n 自开花期逐渐下降，正常光照处理 P_n 在开花期和灌浆中期均高于遮阴处理，但差异不显著(P>0.05)，而在灌浆后期遮阴处理 P_n 显著高于正常光照处理(P<0.05)。灌浆后期与灌浆中期相比，正常光照处理 P_n 下降幅度为 59.8%~68.1%，而遮阴处理下降幅度仅为 9.3%~13.3%，表明遮阴在灌浆后期能维持较高的 P_n。施氮水平对 P_n 有显著影响(P<0.05)，在相同光照条件下，增施氮肥有利于 P_n 提高(N2>N1>N0)。遮阴和施氮水平对 P_n 存在一定的交互效应，遮阴处理条件下施氮处理(N1、N2)较对照(N0)增幅(11.5%~27.4%)高于正常光照处理(5.5%~23.2%)，表明增施氮肥在遮阴条件下能有效缓解弱光胁迫对光合作用的不利影响。

表 3　遮阴和施氮水平对灌浆期小麦旗叶 qP 和 qN 的影响

Table 3　Effects of shading and nitrogen rate on qP and qN of wheat flag leaves during filling stage

处理 Treatment		qP			qN		
遮阴 Shading (S)	施氮水平 Nitrogen rate (N)	测定日期(月-日) Measuring date (month-day)			测定日期(月-日) Measuring date (month-day)		
		04-23	05-11	05-20	04-23	05-11	05-20
S0	N0	0.630±0.028a	0.525±0.044a	0.405±0.044b	0.597±0.094a	0.645±0.037a	0.771±0.050b
	N1	0.700±0.028a	0.601±0.084a	0.437±0.087ab	0.519±0.039a	0.632±0.041a	0.761±0.044b
	N2	0.701±0.059a	0.642±0.070a	0.559±0.078a	0.489±0.027a	0.595±0.054a	0.654±0.060a
S1	N0	0.636±0.060b	0.614±0.010b	0.433±0.020b	0.576±0.033a	0.600±0.028a	0.665±0.010a
	N1	0.668±0.014b	0.632±0.010b	0.634±0.023a	0.504±0.047b	0.520±0.051ab	0.600±0.038a
	N2	0.736±0.012a	0.681±0.013a	0.655±0.044a	0.467±0.019b	0.471±0.048b	0.505±0.056b
P 值 P value	S	0.872	0.041	0.002	0.428	0.001	<0.001
	N	0.008	0.021	<0.001	0.008	0.014	0.001
	S × N	0.362	0.553	0.062	0.992	0.284	0.581

表 4　遮阴和施氮水平对灌浆期小麦旗叶 P_n 的影响

Table 4　Effects of shading and nitrogen rate on P_n of wheat flag leaves during filling stage

处理 Treatment		P_n		
遮阴 Shading (S)	施氮水平 Nitrogen rate (N)	测定日期(月-日) Measuring date (month-day)		
		04-23	05-11	05-20
S0	N0	22.20±1.71a	12.43±2.02a	3.96±0.38a
	N1	23.43±1.63a	13.70±1.40a	4.88±0.11a
	N2	23.83±0.40a	14.20±1.01a	5.71±0.79a
S1	N0	18.50±2.20b	11.30±1.08b	10.24±0.60b
	N1	22.33±2.72ab	12.60±1.21ab	11.42±1.58ab
	N2	23.57±0.55a	14.07±1.00a	12.20±0.26a
P 值 P value	S	0.063	0.235	<0.001
	N	0.016	0.038	0.005
	S × N	0.246	0.767	0.957

2.4　遮阴和施氮水平对冬小麦产量和产量构成因素的影响

遮阴和施氮水平对穗数、穗粒数、千粒重和产量有显著影响(P<0.05)。遮阴处理与正常光照处理相比，各氮肥处理产量均显著降低(25.7%~56.9%)，穗粒数降低幅度为 13%~46.8%，千粒重降低幅度最小(3.4%~8.5%)，穗数的降低幅度为 8.6%~22.5%(表 5)。随施氮量增加，两种光照条件下产量及穗数均显著提高(P<0.05)，而千粒重显著降低(P<0.05)，但穗粒数的变化因光照条件而异。

遮阴和施氮水平交互对穗粒数和产量有显著影响(P<0.05)，而对穗数和千粒重影响不显著(P>0.05)。氮肥的增穗效应在正常光照条件下为 42.3%~65.7%，而在遮阴条件下相对较低(20.6%~48.8%)；氮肥对千粒重的降低效应在正常光照下为 2.2%~7.7%，遮阴条件下为 1.3%~2.6%；在正常光照下施氮后穗粒数的增幅为 20.8%~39.1%，而在遮阴条件下施氮却降低了穗粒数(降幅5.4%~15%)。在正常光照条件下，N1 和 N2 处理较 N0 产量增幅分别为 62.9%和 101.5%，而在遮阴条件下两施氮处理的产量增幅仅为 10.3%与 16.9%，表明在遮阴条件下增施氮肥对小麦产量的促进效应较低。

表 5　遮阴和施氮水平对冬小麦产量及其构成因素的影响

Table 5　Effects of shading and nitrogen rate on yield and its components of winter wheat

处理 Treatment		穗数 Spike number (10^4 hm^{-2})	穗粒数 Kernel number per spike	千粒重 1000-grain weight (g)	产量 Yield (kg hm^{-2})
遮阴 Shading (S)	施氮水平 Nitrogen rate (N)				
S0	N0	437.5±21.53b	19.2±0.96c	50.7±1.52a	4 045.9±202.29c
	N1	622.5±18.51a	23.2±1.16b	49.6±1.49ab	6 590.2±395.41b
	N2	725.0±29.02a	26.7±1.34a	46.8±1.40b	8 153.4±81.53a
S1	N0	400.0±26.08b	16.7±0.84a	46.4±1.39a	3 006.5±150.33a
	N1	482.5±16.50b	15.8±0.79a	45.8±1.37a	3 317.0±199.02a
	N2	595.0±33.34a	14.2±0.71b	45.2±1.36a	3 513.4±70.27a
P 值 P value	S	0.002	<0.001	<0.001	<0.001
	N	<0.001	0.003	0.026	<0.001
	S × N	0.252	<0.001	0.256	<0.001

3 讨论

前人关于遮阴对小麦叶绿素含量的影响研究较多。Li 等[14]和郭翠花等[10]认为，随着遮阴程度的加重，叶绿素含量呈增加趋势，叶绿素 a/b 不断降低。但亦有相反报道，闫素辉等[15]发现弱光胁迫处理后，小麦旗叶总叶绿素、叶绿素 a 和类胡萝卜素含量均显著下降。本研究结果表明，遮阴后小麦旗叶叶绿素含量显著升高，叶绿素 a/b 减小。这是由于遮阴促进叶绿素含量补偿性合成，通过提高叶绿素含量弥补光照不足，以维持基础代谢。同时，遮阴后叶绿素 b 增加幅度高于叶绿素 a，小麦叶片通过增加叶绿素 b 相对含量来增加对蓝紫光的吸收，这是作物对弱光胁迫一种适应性表现[16]。氮素是叶绿体的主要成分，施氮能促进植物叶片叶绿素的合成，叶绿素 a 与叶绿素 b 比值降低，叶绿素与类胡萝卜素比值增加，进而显著影响小麦叶片光合能力[17−18]。本试验表明，在相同光照条件下，旗叶叶绿素含量随施氮量提高呈增加趋势，叶绿素 a/b 逐渐降低，这与增施氮肥促进了叶绿素尤其叶绿素 b 的合成，延缓叶片衰老有关[18]；但遮阴条件下增施氮肥对叶绿素合成的促进作用低于正常光照处理，这可能是由于遮阴后光强降低，同化力(即 ADP 和 NADPH)不足，限制了光合碳同化，引起碳氮代谢失调，进而影响作物对叶绿素等光合物质的积累和转运[19−20]。

改变光照条件显著影响植物叶片光合作用。Mu 等[21]认为，遮阴条件下小麦旗叶净光合速率 P_n 明显下降。Li 等[14]研究发现，小麦叶片光合速率在轻度遮阴条件下(遮光 8%和 15%)提高，而在中度遮阴条件下(遮光 23%)降低。本试验条件下，在小麦开花期至灌浆中期遮阴降低 P_n，而在灌浆后期升高，这可能与遮阴后叶绿素含量和 PSⅡ光能转化效率变化有关。在开花期至灌浆中期尽管叶片保持较高叶绿素含量、较强 PSⅡ光能转化效率和较低的热能耗散，但由于所获得光能远低于正常光照，因此遮阴处理 P_n 低于正常光照；而在灌浆后期，由于遮阴延缓了叶片衰老进程，较高的叶绿素含量、较强的 PSⅡ光能转化效率和较低的热能耗散与对照相比则表现出更大优势，进而弥补了光照相对不足，最终叶片 P_n 高于正常光照。氮素对小麦叶片光合作用也有着积极的调控效应。在一定范围内(0~240 kg·hm^{-2})增施氮肥，小麦叶片能维持较高的净光合速率[22]。李廷亮等[12]也认为在 0~270 kg·hm^{-2} 施氮量范围内，旗叶净光合速率随着施氮量增加而升高。本研究表明，增施氮肥提高了小麦旗叶的 P_n、F_v/F_m、qP 和 $\Phi_{PSⅡ}$，降低了 qN，表明增施氮肥有利于增强小麦叶片对光能的捕获能力，提高光能转化效率和 PSⅡ反应中心开放部分的比例，降低非辐射能量的热耗散，有利于小麦将捕获的光能更有效地用于光合作用[17]，进而提高净光合速率。此外，在相同光照条件下，增施氮肥提高了旗叶净光合速率，而遮阴条件下施氮处理较 N0 增幅(11.5%~27.4%)高于正常光照处理(5.5%~23.2%)，表明增施氮肥在遮阴条件下能有效缓解弱光胁迫对光合作用的不利影响。

弱光通过影响光合作用和营养物质在作物体内的吸收和分配进而影响产量[23]。粒重的充实主要依赖于花前干物质的积累，光合速率下降导致干物质生产不足，降低籽粒灌浆速率，进而显著影响产量[24]。本试验中，遮阴条件下光合速率下降和同化产物供应不足，使穗数、穗粒数和千粒重减少，进而导致产量大幅度降低。其中，遮阴对穗粒数影响最大(降幅 13%~46.8%)，而对千粒重影响最小(降幅 3.4%~8.5%)。增施氮肥可显著提高小麦籽粒产量，但适宜的氮肥用量不同研究者的研究结果存在差异。高素玲等[25]认为 180 kg·hm^{-2} 较好，张杰等[26]发现 200 kg·hm^{-2} 较佳，这可能与地域、品种和栽培管理条件不同有关。由此可见，不同光照条件下氮肥增产效应也将存在差异，有关这方面研究还鲜有报道。本研究表明，正常光照条件下增施氮肥显著提高小麦产量，但遮阴条件下增施氮肥的增产效应较低(<16.9%)。遮阴条件下增施氮肥仅提高了穗数，而穗粒数和千粒重则下降，这可能与遮阴后叶绿素含量的升高有关，这是小麦叶片受到弱光胁迫后产生的一种自我保护机制，将吸收的氮素主要用于合成叶绿素，进而维持基础代谢。由于遮阴显著影响开花期和灌浆盛期光系统Ⅱ活性，导致同化物供应不足，而增施氮肥对弱光胁迫降低光合作用的缓解作用有限，导致氮肥的增粒增产效应显著降低。

4 结论

遮阴提高了小麦旗叶的光化学效率，降低了热能耗散，有利于弱光照下光能的充分利用。但由于弱光照下光能不足，造成开花期至灌浆中期小麦旗叶净光合速率 P_n 低于正常光照，而在灌浆后期，较高的叶绿素含量和光能转化效率促使 P_n 高于正常光照。增施氮肥有利于植株充分利用光能，增强光合作用。但在弱光条件下，由于光合同化物的不足，穗数、穗粒数及千粒重均显著降低，严重影响了增施

氮肥对优化产量构成因素、进而提高产量的作用。本研究结果表明，较高的叶绿素含量、Φ_{PSII}、qP 和较低的 qN 是长期遮阴下小麦旗叶的重要生理特征，可考虑作为小麦耐阴性筛选的重要指标，同时增施氮肥能缓解弱光胁迫对光合作用的不利影响，达到增氮增产目的，但弱光条件下施氮的增产效应较低。

参考文献 References

[1] 王利，解孝水，李世伟，等．遮荫对小麦影响的研究进展[J]．安徽农学通报, 2010, 16(21): 53–54
Wang L, Xie X S, Li S W, et al. The research progress of shading effects on wheat[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2010, 16(21): 53–54

[2] 王东，于振文．不同施氮量下子粒灌浆不同阶段遮光对小麦氮素积累和转移的影响[J]．植物营养与肥料学报，2008, 14(4): 615–622
Wang D, Yu Z W. Effects of shading at different filling stages on nitrogen accumulation and translocation in wheat at different nitrogen rates[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2008, 14(4): 615–622

[3] 麦博儒．太阳辐射减弱对冬小麦生理生化及产量的影响研究[D]．南京：南京信息工程大学, 2011
Mai B R. Effects of reduced solar irradiance on the physio-biological characteristics and yield of winter wheat[D]. Nanjing: Nanjing University of Information Science & Technology, 2011

[4] 杜彦修，季新，张静，等．弱光对水稻生长发育影响研究进展[J]．中国生态农业学报, 2013, 21(11): 1307–1317
Du Y X, Ji X, Zhang J, et al. Research progress on the impacts of low light intensity on rice growth and development[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2013, 21(11): 1307–1317

[5] 徐宗学，赵芳芳．黄河流域日照时数变化趋势分析[J]．资源科学, 2005, 27(5): 153–159
Xu Z X, Zhao F F. Variation of sunlight radiation duration in the Yellow River Basin[J]. Resources Science, 2005, 27(5): 153–159

[6] 杨羡敏，曾燕，邱新法，等．1960~2000 年黄河流域太阳总辐射气候变化规律研究[J]．应用气象学报，2005，16(2): 243–248
Yang X M, Zeng Y, Qiu X F, et al. The climatic change of global solar radiation over the Yellow River Basin during 1960–2000[J]. Journal of Applied Meteorological Science, 2005, 16(2): 243–248

[7] Greenwald R, Bergin M H, Xu J, et al. The influence of aerosols on crop production: A study using the CERES crop model[J]. Agricultural Systems, 2006, 89(2/3): 390–413

[8] Zhang C J, Chu H J, Chen G X, et al. Photosynthetic and biochemical activities in flag leaves of a newly developed super high-yield hybrid rice (*Oryza sativa*) and its parents during the reproductive stage[J]. Journal of Plant Research, 2007, 120(2): 209–217

[9] 牟会荣，姜东，戴廷波，等．遮荫对小麦旗叶光合及叶绿素荧光特性的影响[J]．中国农业科学, 2008, 41(2): 599–606
Mu H R, Jiang D, Dai T B, et al. Effect of shading on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characters in wheat flag leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(2): 599–606

[10] 郭翠花，高志强，苗果园．花后遮阴对小麦旗叶光合特性及籽粒产量和品质的影响[J]．作物学报，2010，36(4): 673–679
Guo C H, Gao Z Q, Miao G Y. Effect of shading at post flowering on photosynthetic characteristics of flag leaf and response of grain yield and quality to shading in wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(4): 673–679

[11] 郭天财，宋晓，马冬云，等．施氮水平对冬小麦旗叶光合特性的调控效应[J]．作物学报, 2007, 33(12): 1977–1981
Guo T C, Song X, Ma D Y, et al. Effects of nitrogen application rates on photosynthetic characteristics of flag leaves in winter wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(12): 1977–1981

[12] 李廷亮，谢英荷，洪坚平，等．施氮量对晋南旱地冬小麦光合特性、产量及氮素利用的影响[J]．作物学报, 2013, 39(4): 704–711
Li T L, Xie Y H, Hong J P, et al. Effects of nitrogen application rate on photosynthetic characteristics, yield, and nitrogen utilization in rainfed winter wheat in southern Shanxi[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(4): 704–711

[13] 赵世杰，史国安，董新纯．植物生理学实验指导[M]．北京：中国农业科学技术出版社, 2002: 55–143
Zhao S J, Shi G A, Dong X C. Techniques of Plant Physiological Experiment[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002: 55–143

[14] Li H W, Jiang D, Wollenweber B, et al. Effects of shading on morphology, physiology and grain yield of winter wheat[J]. European Journal of Agronomy, 2010, 33(4): 267–275

[15] 闫素辉，李文阳，杨安中，等．弱光对小麦花后旗叶光合及籽粒灌浆的影响[J]．麦类作物学报, 2011, 31(1): 77–81
Yan S H, Li W Y, Yang A Z, et al. Effects of weak light at grain filling stage on photosynthetic characteristics and grain filling of winter wheat[J]. Journal of Triticeae Crops, 2011, 31(1): 77–81

[16] 杨渺，毛凯，苟文龙，等．遮荫胁迫对叶绿素含量的影响[J]．四川草原, 2004(3): 20–22
Yang M, Mao K, Gou W L, et al. The effect of shade to chlorophyll contents[J]. Journal of Sichuan Grassland, 2004(3): 20–22

[17] 郭天财，冯伟，赵会杰，等．两种穗型冬小麦品种旗叶光合特性及氮素调控效应[J]．作物学报, 2004, 30(2): 115–121
Guo T C, Feng W, Zhao H J, et al. Photosynthetic characteristics of flag leaves and nitrogen effects in two winter wheat cultivars with different spike type[J]. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(2): 115–121

[18] 郭天财，冯伟，赵会杰，等．水分和氮素运筹对冬小麦生育后期光合特性及产量的影响[J]．西北植物学报, 2003, 23(9): 1512–1517
Guo T C, Feng W, Zhao H J, et al. Effects of water and nitrogen application on photosynthetic characteristics and

yield of winter wheat in the late growing and developing period[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2003, 23(9): 1512–1517

[19] 王亚江, 葛梦婕, 颜希亭, 等. 光、氮及其互作对超级粳稻产量和物质生产特征的影响[J]. 作物学报, 2014, 40(1): 154–165
Wang Y J, Ge M J, Yan X T, et al. Effects of light, nitrogen and their interaction on grain yield and matter production characteristics of *Japonica* super Rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(1): 154–165

[20] 云菲, 刘国顺, 史宏志, 等. 光氮互作对烤烟光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43(5): 932–941
Yun F, Liu G S, Shi H Z, et al. Effects of light and nitrogen interaction on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in flue-cured tobacco[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(5): 932–941

[21] Mu H R, Jiang D, Wollenweber B, et al. Long-term low radiation decreases leaf photosynthesis, photochemical efficiency and grain yield in winter wheat[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2010, 196(1): 38–47

[22] 王贺正, 张均, 吴金芝, 等. 不同氮素水平对小麦旗叶生理特性和产量的影响[J]. 草业学报, 2013, 22(4): 69–75
Wang H Z, Zhang J, Wu J Z, et al. Effect of different levels of nitrogen on physiological characteristics of flag leaves and grain yield of wheat[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(4): 69–75

[23] 王绍辉, 郝翠玲, 张振贤. 植物遮荫效应的研究与进展[J]. 山东农业大学学报, 1998, 29(1): 130–134
Wang S H, Hao C L, Zhang Z X. The study and advance in the shade effect of plant[J]. Journal of Shandong Agricultural University, 1998, 29(1): 130–134

[24] 贺明荣, 王振林, 高淑萍. 不同小麦品种千粒重对灌浆期弱光的适应性分析[J]. 作物学报, 2001, 27(5): 640–644
He M R, Wang Z L, Gao S P. Analysis on adaptability of wheat cultivars to low light intensity during grain filling[J]. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(5): 640–644

[25] 高素玲, 苗丰, 陈建辉, 等. 氮素水平对旱作小麦光合特性的影响[J]. 华北农学报, 2013, 28(4): 169–173
Gao S L, Miao F, Chen J H, et al. Effects of nitrogen levels on photosynthetic characteristics of *Triticum aestivum* L. in dry farmland[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2013, 28(4): 169–173

[26] 张杰, 王备战, 冯晓, 等. 氮肥调控对冬小麦干物质量、产量和氮素利用效率的影响[J]. 麦类作物学报, 2014, 34(4): 516–520
Zhang J, Wang B Z, Feng X, et al. Effect of nitrogen fertilizer management on the dry matter quantity, yield and N utilization in winter wheat[J]. Journal of Triticeae Crop, 2014, 34(4): 516–520